BEITRAG ZU DEN UNTERSUCHUNGEN

UEBER DIE

ENTSTEHUNGSWEISE

DES PALISSADENPARENCHYMS.

EINE PHYSIOLOGISCHE STUDIE.

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOCTORWÜRDE

VORGELEGT DER

HOHEN PHILOSOPHISCHEN FACULTÄT

DER

ALBERT-LUDWIGS-UNIVERSITÄT

ZU

FREIBURG I. BREISGAU

VON

OSCAR EBERDT

AUS

LÜTZEN.

FREIBURG IN BADEN

UNIVERSITÄTS-BUCHDRUCKEREI VON H. M. POPPEN & SOHN.

1887.

BEITRAG ZU DEN UNTERSUCHUNGEN

UEBER DIE

ENTSTEHUNGSWEISE

DES PALISSADENPARENCHYMS.

EINE PHYSIOLOGISCHE STUDIE.

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOCTORWÜRDE

VORGELEGT DER

HOHEN PHILOSOPHISCHEN FACULTÄT

DER

ALBERT-LUDWIGS-UNIVERSITÄT

ZU

FREIBURG I. BREISGAU

VON

OSCAR EBERDT

AUS

LÜTZEN.

FREIBURG IN BADEN

UNIVERSITÄTS-BUCHDRUCKEREI VON H. M. POPPEN & SOHN.

1887.

BEITRAG ZU DEN UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE ENTSTEHUNGSWEISE DES PALISSADENPARENCHYMS.

EINE PHYSIOLOGISCHE STUDIE.

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOCTORWÜRDE

VORGELEGT DER

HOHEN PHILOSOPHISCHEN FACULTÄT

DER

ALBERT-LUDWIGS-UNIVERSITÄT

ZU

FREIBURG I. BREISGAU

VON

OSCAR EBERDT

AUS

LÜTZEN.

FREIBURG IN BADEN

UNIVERSITÄTS-BUCHDRUCKEREI VON H. M. POPPEN & SOHN

1887.

Seinen theuren Eltern

in dankbarer Liebe gewidmet

vom

Verfasser.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41550827_0157

Eine offene Frage, die physiologische Erklärung des anatomischen Baues des Assimilationssystems der Pflanzen ist es, welche in letzter Zeit die Aufmerksamkeit vieler Botaniker wieder mehr als früher auf sich gelenkt hat. Eine offene nenne ich die Frage deshalb, weil sich zwei Erklärungen einander gegenüberstehen, deren Vertreter Stahl und Haberlandt sind. Jeder von diesen beiden hat Anhänger und Verteidiger seiner Theorie gefunden, doch ist bis heute eine Einigung unter denselben bezüglich der Frage noch nicht erfolgt.

Bekanntlich macht Stahl Form und Stellung der assimilirenden Zellen von den Beleuchtungsverhältnissen abhängig, Haberlandt dagegen erblickt in der Oberflächenvergrösserung und der Stoffableitung auf mög-

---

Als Literatur dieses Gegenstandes führe ich an:

1. E. Stahl. Ueber den Einfluss von Richtung und Stärke der Beleuchtung auf einige Bewegungserscheinungen im Pflanzenreiche. — Bot. Zeitg 1880 No. 18—24.
2. E. Stahl. Ueber den Einfluss der Lichtintensität auf Struktur und Anordnung des Assimilations-parenchyms. Bot. Ztg. 1880 No. 51.
3. E. Stahl. Ueber den Einfluss des sonnigen oder schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. Jen. Zeitschrift f. Naturw. 16. Bd. 1883 p. 162 ff.
4. G. Haberlandt. Vergleichende Anatomie des assimilatorischen Gewebesystems der Pflanzen. Pringsh. Jahrb. für wissenschaftl. Bot. Bd. XIII. 1881.
5. G. Haberlandt. Physiolog. Pflanzenanatomie 1884 pag. 180 ff.

lichst kurzem Wege diejenigen Prinzipien, von welchen der anatomische Bau dens assimilatorische Gewebesystems abhängig ist; hauptsächlich soll es seiner Meinung nach das letztere Princip der „Stoffableitung auf möglichst kurzem Wege“ sein, welches, auf verschiedene Weise zur Anwendung kommend, Form und Stellung der assimilirenden Zellen bestimmt.

Nach Stahl setzt sich das Assimilationsgewebe aus zwei Hauptformen zusammen, den Palissadenzellen und den Schwammparenchymzellen. Erstere, viel länger als breit, stehen senkrecht zur Blattfläche, in ihnen bedecken die Chlorophyllkörner die zur Blattfläche senkrechten Wandpartien, befinden sich also dem senkrecht auf die Blattfläche treffenden Sonnenlicht, oder dem intensiven Tageslicht gegenüber in Profilstellung. Das Licht ist demzufolge nach Stahl derjenige Factor, welcher die Profilstellung der Körner bewirkt, und je nach dessen grösserer oder geringerer Intensität sie ihre Oberfläche verkleinern oder vergrössern.

Nach Haberlandt ist die Stellung der Körner nicht durch das Licht bestimmt, sondern die parallel mit der Blattoberfläche gehenden Zellwände des Palissadenparenchyms sind deshalb von Chlorophyllkörnern

6. G. Haberlandt. Ueber das Assimilationssystem. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. 4. Jahrg. Heft 6. p. 206—236.

7. H. Pick. Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Gestalt und Orientirung der Zellen des Assimilationsgewebes. Bot. Centralbl. 1882 Nr. 37 u. 38.

8. E. Heinricher. Ueber isolatoralen Blattbau u. s. w. Pringsh. Jahrb. für wissenschaftl. Bot. 15. Bd. 1882 p. 502 ff.

9. A. F. W. Schimper. Ueber Bildung und Wanderung der Kohlehydrate in den Laubblättern. Bot. Zeitg. 1885 No. 47—49.

entblösst, weil durch sie sich der Strom der auswandernden Assimilate bewegt, weil durch sie ein regelmässiger Stoffverkehr stattfindet. Die Chlorophyllkörner würden gewissermassen den Weg, den die auswandernden Assimilate nehmen, verstopfen, wollten sie sich an andere als die zur Blattoberfläche senkrechten Zellwände anlegen. In den Schwammparenchymzellen, welche in der Richtung der Blattfläche ihre grösste Ausdehnung aufweisen, können die Chlorophyllkörner senkrecht einfallendem Licht gegenüber die Flächenstellung einnehmen, welche geringeren Lichtintensitäten entspricht.

Erwähnt müssen noch werden die Arbeiten von Pick und Heinricher, von denen der erstere die Ansicht von Stahl als richtig verteidigt, während letzterer mit Haberlandt einer Meinung ist. Auch Schimper ist in seiner Abhandlung „Ueber Bildung und Wanderung der Kohlehydrate in den Laubblättern“ auf den Bau des Assimilationssystems zu sprechen gekommen und giebt der Stahl'schen Ansicht den Vorzug. Da aber das Hauptziel der Schimper'schen Arbeit war, die Art und Weise der Entstehung sowie den Weg der Assimilationsprodukte näher zu erklären, so konnte die Behandlung der Frage über Entstehung des Assimilationssystems eine nur nebensächliche sein, und diese genügte nicht, den selbständigen Beobachter mit zwingenden Gründen zu einer bestimmten Ansicht zu bekehren.

Wie schon der Titel der vorliegenden Arbeit sagt, soll sie weiter nichts sein, als ein Beitrag zu den bis jetzt gemachten Beobachtungen. Sie schliesst sich in der Hauptsache der Ansicht Haberlandt's an und ver-

sucht deren Richtigkeit zu bekräftigen, dass es weniger das Sonnenlicht ist, welches die Ausbildung des Palissadenparenchyms bewirkt, als vielmehr die Stoffableitung auf möglichst kurzem Wege und ausserdem ein Faktor, der bis jetzt nicht genügend beachtet worden ist, die erhöhte oder verminderte Transpiration.

Ich möchte hier der Ansicht Haberlandt's über die Stoffableitung auf möglichst kurzem Wege noch einige Worte widmen.

Der Gedanke, dass die Stoffableitung in einer englumigen langgestreckten Zelle viel schneller erfolgt, als in einer, die nach allen Richtungen hin gleiche Ausdehnung besitzt, oder doch wenigstens fast gleiche Ausdehnung, ist ja wohl an und für sich unangreifbar. Auch dass die Querwände deshalb von Chlorophyllkörnern unbesetzt geblieben sein sollen, weil durch sie hindurch sich der Strom der auswandernden Assimilate bewegt, resp. durch dieselben ein regelmässiger Stoffverkehr stattfindet, ist wahrscheinlich, nicht aber, meine ich, dass die Seitenwandungen vom Strom der auswandernden Assimilationsprodukte unberührt bleiben. Die Sätze Haberlandt's, wie er sie aufgestellt hat, lassen an Deutlichkeit nichts zu wünschen übrig, sie lauten folgendermassen: „Durch welche anatomisch-physiologische Merkmale unterscheiden sich nun die Querwände (des Palissadenparenchyms) zwischen den einzelnen Zellschichten von den Seitenwandungen und den freien Querwänden? Die Antwort hierauf ist leicht zu geben: Der Unterschied besteht darin, dass die ersteren vom Strom der auswandernden Assimilate durchquert werden, während die letzteren von demselben unberührt bleiben. Die freien Wandungen die-

nen dem Gasaustausch und die seitlichen Fugenwände kommen für den Stoffverkehr überhaupt nicht in Betracht. Wir können daher als Regel folgenden Satz aufstellen: Im specifischen Assimilationsparenchym, dem Palissadengewebe, sind jene Zellwände, durch welche sich der Strom der auswandernden Assimilate bewegt, von Chlorophyllkörnern entblösst."

Wir müssen doch annehmen, dass der Strom der Assimilate sich im Plasma und mit dem Plasma bewegt, welches sich an den Wandungen der Zelle hinzieht, denn es ist doch unwahrscheinlich, dass der Plasmastrang durchbrochen und der Zellsaft als leitender Teil benutzt wird. Schon aus diesem Grunde will es mir als nicht völlig unmöglich erscheinen, dass die Seitenwandungen dennoch berührt werden. Auch sitzen die Chlorophyllkörner nicht so dicht an den Seitenwänden, dass nicht Lücken zwischen den einzelnen Körnern sich befänden. Aber dass durch diese Seitenwände hindurch kein Stoffverkehr stattfindet, schliesse ich daraus, dass ich wohl Palissadenzellen gefunden habe, deren Seitenwandungen durch Intercellularräume vollständig getrennt waren, niemals aber auch nur eine solche, deren Querwände ohne jeden Zusammenhang mit denen einer andern Palissadenzelle gewesen wären. Im Gegenteil konnte ich oft bemerken, dass zwei, drei Palissadenzellen mit ihren Querwänden sich an diejenige einer andern Zelle anschlossen.

Die von mir angestellten Untersuchungen gliederten sich von vornherein in zwei völlig abgeschlossene Hälften, in solche mit Wasserpflanzen und in solche mit Landpflanzen. Es musste dabei natürlich in erster Linie meine Aufgabe sein, eine Pflanze aufzufinden,

deren jugendliche Blätter neutral waren, d. h. welche in den jüngsten Exemplaren nicht schon die Anlage von Palissadenparenchym zeigten. Zuerst untersuchte ich sowohl völlig ausgewachsene als auch noch vom Nebenblatt umhüllte unter dem Wasser befindliche und zusammengerollte Blätter verschiedener im Freien gewachsener Wasserpflanzen. Die ausgewachsenen Blattexemplare waren während ihres Wachsthums dem direkten Lichte ausgesetzt gewesen, während die jungen Blätter noch von keinem Lichtstrahl getroffen worden waren. Der Feuchtigkeitsgehalt der Luft war ein relativ niedriger, da der Wind ungehindert über die Pflanzen hinwegwehen konnte. Ich greife folgende Untersuchungen heraus.

Es fanden sich bei:

1. Aponogeton distachyon

a. ausgewachsenes Blatt.

3 Reihen Palissadenparenchym mit wenig Intercellularräumen.

1 Reihen Schwammparenchym mit sehr grossen Intercellularräumen.

Die obere Epidermis ist nicht sehr dick, die Zellen derselben sind chlorophyllfrei, tafelförmig. Es sind viel Spaltöffnungen bemerkbar.

b. junges Blatt.

Lässt schon Palissadenparenchym erkennen. Die Zellen der obersten Schicht zeigen sich langgestreckt, ungefähr dreimal so lang als breit. Intercellularräume sind auch in der obersten Reihe in beträchtlicher Menge vorhanden.

2. Potamogeton natans

a. ausgewachsenes Blatt.

5 Reihen Palissadenparenchym mit wenig Intercellularräumen.

4 Reihen Schwammparenchym mit grossen Intercellularräumen und desgl. Schwimmhöhlen.

b. junges Blatt

liess zwei Reihen reichlich doppelt so langes als breites Palissadenparenchym erkennen. Zwischen den einzelnen Zellen waren grosse und viele Intercellularräume sichtbar.

3. Alisma natans.

a. ausgewachsenes Blatt.

Das Palissadenparenchym nahm die Hälfte der Blattdicke ein und zeigte nur wenige und sehr kleine Intercellularräume.

b. junges Blatt.

Es liess dasselbe erkennen, doch war das Palissadenparenchym von vielen und sehr grossen Intercellularräumen durchsetzt.

4. Limnocharis nymphoides

a. ausgewachsenes Blatt.

3 Reihen sehr stark entwickeltes Palissadenparenchym.

2 Reihen Schwammparenchymzellen.

Diese Schwammparenchymzellen sind bedeutend länger als die Palissadenzellen der Oberseite.

b. junges Blatt.

Wie die schon erwähnten Exemplare war auch dies noch vom Nebenblatt umhüllt und zusammengerollt, liess jedoch noch kein Palissadenparenchym er-

kennen. Die Zellen unter der Blattoberseite sind sehr kurz und ebenso lang als breit.

5. Hydrocharis morsus ranae.

a. ausgewachenes Blatt.

3 Reihen sehr stark entwickeltes Palissadenparenchym mit wenig Intercellularräumen.

4 Reihen Schwammparenchym mit grossen Intercellularräumen und desgl. Schwimmhöhlen.

b. junges Blatt.

Ebenfalls noch zusammengerollt zeigt noch keine Palissadenzellen. Die Zellen der morphologischen Oberseite zeichnen sich durch grosse Kürze aus und sind eben so lang als breit.

Unter diesen untersuchten Pflanzen waren es also nur Hydrocharis morsus ranae und Lymnocharis nymphoides, deren junge, unter Wasser befindliche und noch in der Blatthülle steckende, zusammengerollte Blätter keine Palissadenbildung aufweisen konnten. Sie waren daher zu den Versuchen, die ich bezüglich der Einwirkung des Sonnenlichts als auch verschiedener anderer Factoren auf die Ausbildung des Palissadenzellgewebes anstellen wollte, am geeignetsten. Von den übrigen hier angeführten Pflanzen musste also angenommen werden, dass Palissadenzellen schon in den jüngsten Blattexemplaren vorhanden waren.

Zu meinen Untersuchungen benutzte ich Hydrocharis morsus ranae. Den anatomischen Bau des Hydrocharis-Blattes beschreibt Schimper genau in seiner Arbeit „Ueber Bildung und Wanderung der Kohlehydrate in Laubblättern“.

Wenn das Licht allein derjenige Factor wäre, der die Ausbildung der Palissadenzellen bewirkte, so

musste sich dies an diesen Blättern von Hydrocharis zeigen; es durfte sich zum wenigsten auf unbelichtet gebliebenen Blattoberseiten von Hydrocharis-Blättern kein Palissadenparenchym entwickeln.

Die Bedingungen für die Versuche, welche ich bezüglich des Verhaltens der Hydrocharis-Blätter gegen Licht und Veränderungen der Atmosphäre anstellte, waren folgende:

I. Gewöhnliche Atmosphäre:

- α { Direktes Licht / Unterseite beleuchtet.
- β { Diffuses Licht / Oberseite beleuchtet.
- γ { Diffuses Licht / Unterseite beleuchtet.

II. Sehr feuchte Atmosphäre:

- α { Direktes Licht / Oberseite beleuchtet.
- β { Direktes Licht / Unterseite beleuchtet.
- γ { Schwaches Licht / Oberseite beleuchtet.
- δ { Schwaches Licht / Unterseite beleuchtet.

III. Blätter unter Wasser:

- α Oberseite beleuchtet,
- β Unterseite beleuchtet,
- γ Ober- und Unterseite gleichmässig beleuchtet.

Um nur anzudeuten, wie die Versuche ausgeführt wurden, möchte ich folgendes erwähnen.

Pflanzen mit noch mehreren jungen, vom Neben-

blatt umhüllten, zusammengerollten Blättern, wurden in mit Wasser gefüllte Glasbassins gebracht, deren Boden mit etwas Erde bedeckt war. Die jungen Blätter befreite ich von der sie umgebenden Hülle, brachte sie an die Oberfläche des Wassers resp. unter Wasser und erhielt sie durch kleine Klammern dauernd in gleicher Lage. Sollte die Unterseite belichtet werden, so wurde das Blatt gedreht und durch kleine, an dem Rand der Blattlamina befestigte Hollundermarkkügelchen, an denen ebenfalls kleine Drahtklammern angebracht waren, längere Zeit so festgehalten. Die Versuche wurden zu gleicher Zeit angestellt.

Zuerst einige Worte über den Versuch unter I *a*.

Wenn ich auch nicht erwartet hatte, dass der Einfluss des Sonnenlichts auch auf der morphologischen Unterseite, der nunmehrigen Oberseite des Blattes die Bildung von Palissadenzellen hervorrufen würde, so zeigten sich doch einige Veränderungen, die mir erwähnenswerth erschienen. Dass Veränderungen eingetreten waren, glaubte ich schon deshalb annehmen zu müssen, weil ja doch die Transpiration des Blattes durch die Spaltöffnungen wegen der veränderten Lage verhindert war. Da das Blatt aber wuchs und gedieh, wie ein in gewöhnlicher Lage sich befindliches, so konnten doch die Lebensvorgänge, die ein Wachsthum ermöglichten, nicht weiter gestört worden sein. — Im Verhältniss zu der morphologischen Unterseite andrer Hydrocharis-Blätter, zeigte diese belichtete Unterseite eine viel intensivere grüne Färbung, herbeigeführt, wie der Querschnitt zeigte, durch die Ansammlung grösserer Chlorophyllmengen in dem parenchymatischen Gewebe. Ausserdem war noch erkennbar, dass eine

Längsstreckung der Zellen der belichteten Unterseite nicht stattgefunden hatte, wohl aber waren die sonst grossen und vielen Intercellularräume der Parenchymzellen sowohl bezüglich ihrer Grösse als auch ihrer Anzahl bedeutend reducirt worden, das ganze Gewebe machte überhaupt einen solideren Eindruck. Die Wände der Epidermiszellen der belichteten Unterseite, die unter gewöhnlichen Umständen ziemlich dünn sind, hatten sich ein wenig verdickt und die Membranen der Zellen selbst, die sonst ein schlaffes Aussehen haben, waren straffer angezogen; hin und wieder konnte man auch einige Chlorophyllkörner darin entdecken. Von dem Palissadengewebe war nur die in gewöhnlicher Blattlage oberste Schicht völlig als solches ausgebildet und die Körner nahmen die Profilstellung ein, die beiden anderen Lagen, die sich sonst finden, waren mehr rund als länglich und zeigten viele und ziemlich grosse Intercellularräume, auch nahmen in ihnen, wie Flächenschnitte zeigten, die Chlorophyllkörner eine Lage gleich derjenigen in den Parenchymzellen ein. Diese zwei Zellreihen können deshalb als echtes Palissadenparenchym nicht mehr angesprochen werden.

Bei den Blättern der Versuchspflanze Iβ waren tiefer gehende Umwandlungen nicht eingetreten. Das Gewebe glich dem in gewöhnlichen Verhältnissen gewachsener Blätter am meisten, die Farbe des Blattes war ein etwas helleres Grün als sonst. Die Chlorophyllkörner nahmen in allen drei Reihen des Palissadenparenchyms Profilstellung ein.

Bei den Blättern der Versuchspflanze Iγ waren ähnliche Veränderungen eingetreten, wie bei denen der Versuchspflanze Iα, d. h. von dem Palissadengewebe

war nur die in gewöhnlicher Blattlage oberste Schicht als solches in Anspruch genommen, zufolge der profilständigen Lage der Chlorophyllkörner. Doch war die blassgrüne Färbung der belichteten Unterseite geblieben und ebenso war eine Reduction der Intercellularräume nicht eingetreten. Es scheint mir nun aus den beobachteten Resultaten der Versuche hervorzugehen, dass die Zellen der belichteten Unterseite die Funktionen der Palissadenzellen mit übernommen hatten. Dass sie assimilirten, zeigte — wenigstens bei direktem Licht — die lebhaftere grüne Färbung, herbeigeführt durch die stärkere Chlorophyllbildung, und dass in der That das Medium einen Einfluss ausgeübt hatte, zeigte das festere Gefüge. Ueberhaupt habe ich, — auch in meinen weiteren Versuchen —, gefunden, dass auf die Einwirkung der Transpiration ein grosses Gewicht gelegt werden muss, bezüglich der Gestaltung der Zellen.

Stärkeeinschlüsse in den Chlorophyllkörnern der Parenchymzellen der belichteten Unterseite konnte ich nicht erkennen, doch ist dies wohl darauf zurückzuführen, dass der Verbrauch der Assimilationsprodukte verhältnismässig grösser war als die Neubildung. Dass die Stellung der Chlorophyllkörner in den Palissadenzellen nicht in jedem Falle vom Lichte abhängig zu machen ist, zeigte die, welche die Körner in der obersten Reihe der Palissadenzellen bei Blättern, deren Unterseite belichtet war, einnehmen, sowie diejenige in dem Palissadenparenchym der Blätter der Versuchspflanze I β. Welche Einflüsse bei den Blättern der Versuchsplanze I α und I γ die Ausbildung der einen Palissadenzellreihe bewirkten, bleibt einstweilen uner-

klärt, das Licht aber jedenfalls nicht, denn gerade die von der belichteten Blattunterseite am weitesten entfernte Schicht ist ja ausgebildet worden und zeigt Profilstellung, warum nicht die ihr am nächsten liegenden? Vielleicht sind diese schon als die Assimilationsprodukte ableitendes Parenchym benutzt worden, und bei einer längeren Dauer des Versuchs wäre auch die Umwandlung dieser letzten Palissadenschicht noch erfolgt. Die Annahme lag sehr nahe, doch leider hat sie der Versuch nicht bestätigt, diese Palissadenreihe blieb allen Anstrengungen zum Trotz unverändert bestehen.

Ich komme nun zu den Versuchen unter II, die in sehr feuchter Atmosphäre ausgeführt wurden.

Die Glasgefässe, in denen sich die Hydrocharis-Pflanzen befanden, brachte ich in ein Zimmer, dessen Fenster fasst den ganzen Tag über stark von den Sonnenstrahlen getroffen wurden. Die Versuchspflanzen α und β setzte ich dem direkten Lichte aus und überdeckte die Gefässe, um eine sehr feuchte Atmosphäre herbeizuführen, mit Glasplatten, so dass nur ein kleiner Spalt frei blieb zwischen dem Rand des Gefässes und dem bedeckenden Glas, welcher den notwendigen Zutritt von Luft ermöglichte. Bei den Versuchspflanzen γ und δ wurde das ganze Glasgefäss, sowie der Glasdeckel mit grauem Papier umklebt, welches nur eine geringe Menge Licht durchliess. Im Uebrigen wurde bei der Befestigung der Blätter ebenso verfahren wie bei den Versuchen unter I. Die Veränderungen, die ich beobachten konnte, waren folgender Art:

Wie Kohl in seiner „Transpiration der Pflanzen“

schon zeigte, dass die Einwirkung von feuchtem Boden und feuchter Atmosphäre auf Landpflanzen ein Dünnerbleiben der Cuticula, eine tangentiale Streckung der Epidermiszellen etc., sowie ein Grösserwerden der Blattfläche zur Folge hatte, so zeigte sich dies auch bei den von mir untersuchten Hydrocharisblättern der Versuchspflanze II α. Aber auch noch in das Blattinnere weiter hinein erstreckten sich die Veränderungen. Denn während bei den in nicht sehr feuchter Atmosphäre gewachsenen belichteten Blättern drei Lagen von Palissadenzellen, die sich fest aneinanderschlossen, mit wenig Intercellularräumen beobachtet werden konnten, fanden sich zwar hier auch drei Lagen von Palissadenzellen ausgebildet, doch mit sehr grossen und sehr vielen Intercellularräumen. Oefter waren die senkrecht zur Blattfläche stehenden Wände je zweier Palissadenzellen völlig von einander getrennt, und jede der beiden Zellen hatte die Form der Schliesszelle einer Spaltöffnung angenommen, aber niemals habe ich eine einzelne Zelle ohne jeden Zusammenhang gefunden. Immer hängen sie mit den Querwänden aneinander, ja öfter sitzen drei Zellen mit ihren Querwänden auf der einer einzelnen Zelle auf, und zu beiden Seiten dieser einzelnen Zelle sind grosse Intercellularräume. Dies Bild, welches mir der Querschnitt zeigte, deckte sich völlig mit dem eines Längsschnittes vom gleichen Blatt. Die Chlorophyllkörner in den Palissadenzellen nahmen Profilstellung ein.

Die Blätter der Versuchspflanze II β, — sehr feuchte Atmosphäre, direktes Licht, Unterseite beleuchtet — zeigten zwar auch auf der belichteten Unterseite eine grünere Färbung als die Unterseiten gewöhnlicher Blätter, also mussten wohl auch

stärkere Ansammlungen von Chlorophyllkörnern stattgefunden haben, aber die Parenchymzellen sahen fast durchgängig wie in die Breite gezogen aus, waren in ihrer Gestaltung sehr ungleich, berührten sich nur hier und dort und liessen viele und grosse Intercellularräume zwischen sich. Die Wände der Epidermiszellen der belichteten Unterseite waren sehr dünn. Vom Palissadengewebe war wie bei I α wiederum nur die in natürlicher Lage des Blattes oberste Schicht als solches ausgebildet, doch war dies an der Längsstreckung der Zellen nicht erkennbar, sondern nur an der Lagerung der Chlorophyllkörner, denn die Zellen selbst waren, gleichwie die der beiden anderen darüber liegenden Zelllagen, mehr rund als lang und sahen durch die vielen und öfter auch recht grossen Intercellularräume wie auseinandergetrieben aus.

Die Blätter der Versuchspflanze II γ, die sich ebenfalls in sehr feuchter Atmosphäre entwickelt hatten und deren Oberseite nur durch schwaches Licht beleuchtet war, zeigten auf ihrem Querschnitte ein Bild, wie es dasjenige vom Blattquerschnitt der Versuchspflanze II α bot, d. h. dünne Cuticula, tangential gestreckte Epidermiszellen mit sehr dünnen Zellwänden, drei Lagen Palissadenzellen mit grossen und vielen Intercellularräumen. Aber in diesen Palissadenzellen nahmen die Chlorophyllkörner nicht die Profilstellung ein, sondern sie hatten sich in dichten Massen in den Ecken festgesetzt, welche durch die Längs- und unteren Querwände der Palissadenzellen gebildet wurden. Alle obersten Querwände waren vollständig frei von Chlorophyllkörnern. In den unteren Ecken sassen die letzteren sehr dicht und erstreckten sich an Menge ab-

nehmend an der Querwand so weit hin, dass noch ein Mittelstück der Wand vollständig frei blieb.

Bei der Versuchspflanze II ♂, bei der unter sonst gleichen Bedingungen die morphologische Blattunterseite vom abgeschwächten Lichte getroffen wurde, bemerkte ich gleich von Anfang an, dass sie nicht recht gedieh. Die Blätter blieben klein und nahmen nach und nach sowohl auf der belichteten morphologischen Unterseite als auch auf der, auf dem Wasser aufliegenden morphologischen Oberseite eine grünlichweisse Farbe an und begannen sich zusammenzuziehen und Runzeln zu bilden.

Als ich Querschnitte von in diesem Stadium befindlichen Blättern untersuchte, konnte ich wahrnehmen, dass die gesammte Epidermis wie brüchig aussah, dass die einzelnen Epidermiszellen sehr dünnwandig und ganz schlaff waren und öfters Einstülpungen zeigten, dass die Chlorophyllkörner endlich sowohl im Schwamm- als auch im Palissadenparenchym sich fast völlig entfärbt hatten und im Schwammparenchym namentlich fest zusammenhängende, regellose Massen bildeten. Im Palissadenparenchym hatten die Chlorophyllkörner eine der sogenannten Frank'schen apostrophen Stellung ähnliche eingenommen und bedeckten, mit Ausnahme der oberen Querwände, alle Wände der Zellen, am dichtesten in den Ecken.

Ob diese Erscheinung bezüglich der Anordnung der Chlorophyllkörner darauf zurückgeführt werden muss, dass die Pflanze der Einwirkung des Sonnenlichtes nahezu entzogen war, oder ob sonstige Ernährungsstörungen die Ursachen waren, ist nicht leicht zu entscheiden, jedenfalls scheint es mir aber, dass

die stark abgeschwächte Assimilation eine normale Ausbildung des Blattes nicht zuliess. Es geht hierbei die Wirkung, welche der Ausschluss des Lichtes herbeiführt, also die verhinderte Assimilation und diejenige, welche nun wieder durch das Fehlen der Assimilation bedingt wird, so Hand in Hand, dass eine genaue Unterscheidung schwer getroffen werden kann. Ziehe ich aber in Betracht, dass die Blätter der Versuchspflanze II γ, die in gleicher Atmosphäre wuchsen, bezüglich ihrer Anordnung der Chloropkyllkörner in dem Palissadenparenchym schon ein ähnliches Bild zeigten und dass diese Blätter, da sie von sehr schwachem Licht getroffen wurden, auch nur schwach assimiliren und desgleichen schwach transpiriren und athmen konnten und so gewissermassen auch schon nicht mehr völlig gesund waren, so komme ich zu dem Schluss, dass hier die Lücke in der Bedeckung der unteren Querwände der Palissadenzellen durch die Chlorophyllkörner frei blieb, um den, wenn auch nur noch schwach, doch noch circulirenden Strom der Assimilate nicht zu hemmen. Bei der Versuchspflanze II δ war die Assimilation wohl völlig aufgehoben, eine Ableitung der Assimilate erfolgte nicht mehr, in Folge dessen schlossen sich auch die Lücken, die vorher noch vorhanden waren. Allerdings ist ja nun das Sonnenlicht derjenige Factor, welcher die Assimilation bedingt; aber die totale Umlagerung der Körner erfolgte doch erst, nachdem die Assimilation schon völlig verhindert war, nicht schon, während sie noch verhindert wurde. Da ich nun auf Grund der Versuche II γ und II δ anzunehmen gezwungen bin, dass die Krankheitserscheinungen an den Blättern der Versuchspflanze II δ,

welche den Tod der Pflanze verursachten, ihren Grund in der verhinderten Assimilation, also in dem Aufhören des Assimilatestromes in erster Linie hatten, so kommt es mir doch wahrscheinlicher vor, dass die beschriebene Stellung der Chlorophyllkörner besser eine pathologische genannt wird, als dass man einfach sagt, das Sonnenlicht für sich allein bedinge diese Anordnung.

Fassen wir die Resultate der Versuche unter II zusammen, so finden wir, dass in jedem Fall, mochte das Blatt stark oder schwach belichtet gewesen sein, die Cuticula sowohl als auch die Epidermiszellwände dünn blieben. Wir sahen Intercellularräume im Palissadenparenchym, wo früher keine waren, konnten bemerken, dass das Gefüge des Palissadenparenchyms sich lockerte, dass die Gestaltung der Palissadenzellen keine so regelmässige blieb als sie es früher gewesen war, und alle diese Veränderungen müssen auf Rechnung der verminderten Transpiration in der sehr feuchten Atmosphäre gebracht werden. Gewiss ist auch dem Licht eine bestimmte Wirkung nicht abzusprechen, aber dieselbe tritt nicht gerade direkt ein, als Mittelglied zwischen Ursache und Erfolg steht immer die Assimilation und die Transpiration.

Ich komme nun zur dritten Abtheilung meiner Versuche, welche von dem innern Bau derjenigen Hydrocharis-Blätter handeln, die unter Wasser gezogen wurden und von denen

III { α die Oberseite
β die Unterseite
γ beide Seiten gleichmässig

belichtet wurden.

Dass diese Untersuchungen nicht gerade besonders

hervorragende Resultate liefern würden, war vorauszusehen.

Zuerst muss ich bemerken, dass die Blätter sämmtlicher Versuchspflanzen, welche 6 cm. unter der Oberfläche des Wassers lagen, eine blassgrüne Färbung behielten, wie sie die jungen Blätter auch haben, und dass das Wachsthum anscheinend ein langsameres war, als bei den Blättern, die nur auf der Oberfläche des Wassers aufliegen, denn im gleichen Zeitraum waren die ebenso alten aber in gewöhnlicher Lage gewachsenen Blätter viel grösser und dicker. Die Spaltöffnungen waren geschlossen. Athmung und Assimilation mussten vorhanden sein, denn in der Luft, die ich in einem Probirglas, in dessen Oeffnung ein Glastrichter steckte, unter welchem das ganze Blatt lag, aufgefangen hatte, flammte ein glühendes Holzkohlenstückchen auf.

Was den innern Bau der einzelnen Blätter anlangt, so bemerkte ich folgendes. Bei den Blättern aller drei Versuchspflanzen war die Cuticula sehr dünn, ebenso die Wände der Epidermiszellen tangential gestreckt und gespannt; ihr Aussehen unterschied sich in nichts von demjenigen der Blätter, welche in sehr feuchter Atmosphäre und bei Lichtzutritt sich entwickelt hatten.

An den Blättern der Pflanze α waren drei Lagen langgestreckter Palissadenzellen zu bemerken — von vielen Intercellularräumen durchsetzt — deren Körner jedoch die Profilstellung einnahmen. Ebenso fanden sich auch zwischen den sehr dünnwandigen Zellen des Schwammparenchyms viele und grosse Intercellularräume.

Die Struktur der Blätter der Versuchspflanze IIIβ

war von der von III α nur insofern unterschieden, als in Uebereinstimmung mit derjenigen der Versuchspflanze II β ebenfalls nur die der morphologischen Blattoberseite zunächst gelegene Zellschicht als Palissadenparenchym ausgebildet worden war, und nur in ihr die Körner Profilstellung einnahmen. Zwar waren die beiden andern Zellschichten immer noch etwas länger als breit, aber doch der Stellung der Körner wegen nicht mehr als echtes Palissadenparenchym anzusprechen.

Die Blätter von III γ hingegen, welche auf beiden Seiten vom Lichte gleichmässig getroffen wurden, wiesen keine besonderen Unterscheidungsmerkmale von III α bezüglich der inneren Struktur auf.

Im Ganzen sind die Bedingungen der Versuche unter III denen von II viel zu ähnlich, als dass besondere Verschiedenheiten sich ausbilden konnten, und es ist in der Hauptsache diese letzte Versuchsreihe nichts anderes, als eine Bestätigung der Ergebnisse der zweiten.

An diese Versuche will ich noch eine Beobachtung anschliessen, die einen Satz Haberlandt's: „Bei verschiedenen Pflanzen entspricht der stärkeren oder schwächeren Intensität des Lichts, welches das betreffende Blatt empfängt, eine stärkere oder schwächere Ausbildung des specifischen Assimilationsparenchyms, des Palissadengewebes.“ (Haberlandt: „Über das Assimilationssystem.“ Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. IV. Jahrg. 6. Heft) völlig bestätigt.

Dieser Satz Haberlandt's ist als Richtigstellung der Stahl'schen Ansicht, dass: „an sonnigen Standorten stärkere Entwicklung des Palissadengewebes, an

schattigen, stärkere Ausbildung des Schwammparenchyms" zu beobachten sei, aufzufassen. Denn erstens ist der Satz Stahl's nicht auf alle Pflanzen anwendbar, sondern nur auf verschiedene und dann auch nur mit der Einschränkung, dass eine stärkere Ausbildung des Schwammparenchyms bei den Schattenblättern nicht erfolgt, höchstens eine schwächere des Palissadenparenchyms.

Bei einer früheren Untersuchung verschiedener Blätter von Lymnocharis Humboldti — im Aquarium gewachsen — war mir aufgefallen, dass ich bei Blattquerschnitten gleich grosser und gleich alter Blätter eine Verschiedenheit bezüglich der Palissadenzellen fand.

Ich nahm nun zuerst ein ganz junges, zusammengerolltes und vom Nebenblatt umhülltes Blättchen von Lymnocharis Humboldti, welches ungefähr 12 –15 cm. unter dem Wasserspiegel stand, von den alten Blättern total bedeckt, so dass es noch nie von einem Sonnenstrahl getroffen worden war und untersuchte es. Ich konnte deutlich auf der morphologischen Oberseite zwei Reihen Palissadenparenchym, dessen Zellen zwei mal so hoch als breit waren, unterscheiden und fünf Reihen Schwammparenchym auf der Unterseite.

Nun suchte ich drei ungefähr gleich alte Blätter, welche sich bezüglich ihrer Stellung und Lage wie das oben beschriebene verhielten, brachte sie alle drei über die Oberfläche des Wassers und hielt sie hier fest. Und zwar umwickelte ich das erste mit einem Baumwollfaden, sodass es zusammengerollt bleiben musste, also einen kleinen Theil der morphologischen Unterseite dem Licht zukehrte, das andere rollte ich

auf und befestigte es dem einfallenden Lichte gegenüber so, dass es in der Lichtrichtung stand, also Oberwie Unterseite gleichmässig getroffen wurden, das dritte rollte ich ebenfalls auf, und breitete es auf dem Wasser aus, so dass es seine morphologische Oberseite dem Licht darbot, also von allen dreien dem direkten Licht am meisten ausgesetzt war.

Wäre nun Stahl's Ansicht in ihrem ganzen Umfang die richtige, so musste natürlich dies letztere Blatt auch mehr Lagen Palissadenzellen als die andern Blätter aufweisen können. Dem war aber nicht so.

Denn während bei dem umwickelten Blatt zwei Reihen Palissadenzellen auf der morphologischen Oberseite sichtbar waren, — die einzelnen Zellen beider Lagen ungefähr dreimal so hoch als breit — und fünf Reihen Schwammparenchym, zeigte das in der Lichtrichtung stehende auch fünf Reihen Schwammparenchym und zwei Reihen Palissadenparenchym, aber diese beiden Lagen waren sehr merkbar in der Länge unterschieden. Die der oberen Epidermis zunächst liegende war ungefähr sechsmal so lang als breit, die untere nur dreimal. Das dritte Blatt hingegen, welches auf dem Wasserspiegel auflag und dessen morphologische Oberseite vom direkten Lichte getroffen wurde, liess wiederum nur zwei Lagen Palissadenzellen erkennen, die sich von denen des vorigen Blattes nicht unterschieden und fünf Reihen Schwammparenchym.

Bei allen drei Blättern sind fünf Schwammparenchymzelllagen vorhanden und zwei Reihen Palissadenzellen. Letztere haben sich allerdings bei den stärker belichteten Blättern etwas gestreckt, aber eine Vermehrung der einzelnen Zelllagen ist nicht eingetreten.

Ich komme nun zum zweiten Haupttheil meiner Untersuchungen, welche ich mit Landpflanzen anstellte, um ihr Verhalten gegen wechselnde Licht- und Feuchtigkeitsverhältnisse und die respektiven Aenderungen, welche die Gewebeanordnung ihrer Blattorgane dabei erlitt, zu studieren.

Wie bekannt, ist ein Hauptstützpunkt der von Stahl aufgestellten Theorie die von ihm gemachte Beobachtung, dass auf der Oberseite der von dem Sonnenlicht dauernd getroffenen horizontalen Blätter sich Palissadenparenchym ausbildet, während in ebensolchen im Schatten gewachsenen Blättern die Ausbildung desselben unterbleiben oder doch nur kümmerlich erfolgen soll. Als Belege für diese Behauptung führt genannter Forscher die Sonnen- und Schattenform des Laubes von Fagus, Lactuca scariola, Iris Pseudacorus, Marchantia polymorpha, Ficus stipulata, Ilex aquifolium in Abbildung und Beschreibung vor, am eingehendsten aber behandelt er den Blattbau der Buche. Er hebt die Accomodationsfähigkeit der Blätter dieses Baumes hervor, dass er an sonnigen Standorten sowohl als auch im tiefsten Schatten gedeihe, und dass bei diesen letzteren Exemplaren sowohl die Aestchen horizontal gestellt sind, als auch, dass sie wagrecht gestellte Blättchen tragen.

Um den Unterschied zwischen Sonnen- und Schattenblatt der Buche genau zu kennzeichnen, will ich hier Stahls eigene Worte anführen: „Ausser durch ihre Grösse unterscheiden sich die Schattenblätter von den Sonnenblättern durch ihre zartere Struktur. So betrug bei zwei unter extremen Beleuchtungsbedingungen erwachsenen Blättern die Dicke des Sonnenblattes das

Dreifache derjenigen des Schattenblattes. Betrachtet man die Querschnitte solcher Blätter, so würde man kaum glauben, die gleichnamigen Organe einer und derselben Pflanzenart vor sich zu haben.

„Im Sonnenblatt ist beinahe sämmtliches Assimilationsparenchym als Palissadengewebe ausgebildet. An die Epidermis der Blattoberseite grenzt zunächst eine Schicht äusserst enger und hoher Palissadenzellen; es folgen weiter nach innen noch eine oder zwei Lagen ähnlicher Zellen, wie denn auch an die Oberhaut der Blattunterseite eine Palissadenschicht grenzt.

„Nur wenige Zellen des Blattinnern zeigen eine der Blattfläche parallele Ausdehnung; die überwiegende Mehrzahl der Chlorophyllkörner bedeckt die zur Blattfläche senkrechten Wände; verhältnismässig nur wenige vermögen ihre Lage zu verändern — Flächenstellung mit Profilstellung zu vertauschen.

„Das Schattenblatt besteht dagegen ganz vorwiegend aus flachen Sternzellen, die, wie die Flächenansicht zeigt, mit ihren verlängerten Armen verbunden werden (soll es wohl heissen, nicht „wird", wie im Texte steht). Die Zellen der obersten Zellschicht allein zeigen eine sich an die der Palissadenzellen annähernde Form: sie sind zu Trichterzellen ausgebildet. Hier nimmt ein Teil der Körner Profil-, der andere eine zwischen Profil- und Flächenstellung intermediäre Lage ein. In allen übrigen Zellen können die Chlorophyllkörner beiderlei Stellungen zum Lichteinfall einnehmen." „Ueber den Einfluss d. sonn. oder schatt. Standort auf d. Ausb. d. Laubbl." Sep.-Abdr. p. 6 u. 7.)

In seiner Arbeit über das Assimilationssystem hat Haberlandt (Ber. der deutsch. bot. Gesellsch. IV. Jahrg.

6. Heft, pag. 224) nachgewiesen, dass diejenigen Zellen auf der Oberseite des Buchen-Schattenblattes, welche Stahl als Trichterzellen bezeichnet (der Name „Trichterzellen“ ist von Haberlandt eingeführt und nur für eine ganz bestimmte Zellform giltig), gar keine solchen, sondern dass es echte Palissadenzellen sind, zufolge ihrer Länge und Chlorophyllstellung. „Ihre Annäherung an die Trichterform“, sagt Haberlandt, „ist eine so geringe, dass die die Seitenwände bekleidenden Chlorophyllkörner teils vollständig, teils nahezu die Profilstellung einnehmen.“ — Durch die Beobachtungen, welche ich gemacht habe, will ich die Worte Haberlandt's bestätigen. So fand ich in einem totalen Schattenblatt von Magnolia acuminataL. eine Reihe Palissadenzellen ungefähr dreimal so lang als breit mit in Profilstellung sich befindenden Chlorophyllkörnern. Das Sonnenblatt zeigte zwei Lagen Palissadenzellen, aber keine einzige Lage von Schwammparenchym weniger als das Schattenblatt. Auch aus Stahl's Zeichnungen der Querschnitte von Buchenblättern geht hervor, dass das Schattenblatt, trotzdem ja die für den Schatten angemessenere Zellform (nach Stahl) das Schwammparenchym sein soll, keine einzige Lage des genannten Parenchyms mehr zeigt als das Sonnenblatt. Bei einem Sonnenblatt von Trop. maius fand ich eine Lage Palissadenparenchym, bei einem Schattenblatt, welches hinter einer Dachrinne, die in einer Mauerecke herunterging, gewachsen war, und wenig oder gar kein Licht empfangen hatte (es war hellgrün gefärbt und durch grosse Blattfläche ausgezeichnet), fand ich ebenfalls diese Lage; wiederum war auch in der Anzahl der Schwammparenchymschichten

beider Blätter kein Unterschied. Die Palissadenzellen des Schattenblattes waren ungefähr halb so lang als die des Sonnenblattes, wie denn auch die gesammte Dicke des ersteren die Hälfte von der des andern betrug. Bei Chelidonium maius fand ich bei einem im direkten Licht gewachsenen Blatt (die Pflanze stand an einer durch heruntersickerndes Abfallwasser feuchten, den ganzen Tag über von der Sonne getroffenen, geraden Erdwand) eine Schicht Palissadenzellen und drei Reihen Schwammparenchym, bei einem im totalen Schatten gewachsenen Blatt ebenfalls eine Schicht Palissadenzellen und drei Reihen Schwammparenchym. Die Palissadenzellen im Schattenblatt verhielten sich bezüglich ihrer Länge zu denen im Sonnenblatt wie 1 : 2, und ebenso verhielt sich die Gesammtdicke beider Blätter.

Helianthus annuus, Sonnenblatt, zeigt zwei Lagen sehr langer Palissadenparenchymzellen, ein künstlich herangezogenes Schattenblatt zeigte eine Lage Palissadenparenchymzellen, etwas über die Hälfte so lang als die des Sonnenblattes. Die zweite Lage der Palissadenzellen im Sonnenblatt konnten im Schattenblatt als Sammelzellen angesprochen werden, die Zahl der Schwammparenchymschichten stimmte mit der des Sonnenblattes überein.

Diese angeführten Beobachtungen, sowie diejenigen, welche Haberlandt an Corylus avellana, Acer pseudoplatanus, Syringa vulgaris machte, liessen mich zu gleichen Schlüssen kommen, wie genannter Forscher: „Auch im tiefsten Schatten kommt es zur Ausbildung wenigstens einer Palissadenzelllage“; und „der auffallend schwächern Ausbildung des Palissadenzellgewebes in den Schattenblättern, entspricht nur eine ge-

ringe oder gar keine Zunahme des Schwammparenchyms“; (wie Helianthus annuus, Chelidonium maius, Magnolia acuminata L. und die oben schon erwähnten beiden Beobachtungen von Haberlandt zeigen). Es ist klar, dass der Satz Stahl's: „Die Palissadenzellen sind die für starke Lichtintensitäten, die flachen Schwammzellen, die für geringe Intensitäten angemessenere Zellform“, nur eine bedingte Gültigkeit haben kann. Wir haben oben gesehen, dass auch ohne Zuthun von Licht Palissadenzellen ausgebildet werden, aber durch diese Eliminirung des Lichtes auch nicht die Bildung einer einzigen neuen Lage Schwammparenchym bewirkt wird; dass allerdings eine dauernde direkte Insolation die Länge der Palissaden, die Zahl ihrer Lagen, vermehren kann, dass sie aber zur einfachen Ausbildung nicht notwendig ist. Diese Ueberzeugung können uns auch die von Stahl gemachten Beobachtungen an Lactuca scariola und Iris Pseudacorus nicht nehmen. Wenn er an diesen Pflanzen beobachtet hat, dass die Ausbildung von Palissadengewebe nur bei intensivem Lichte stattfand, während in den Schattenblättern dies Gewebe fehlte, so darf der daraus zu ziehende Schluss doch nicht als Regel allgemein giltig aufgefasst werden.

Wir sind eben genötigt mehrere Pflanzengruppen zu unterscheiden, bei denen, um die Bildung von Palissadenparenchym hervorzurufen

1. Sehr starkes Licht
2. Schwaches Licht
3. Kein Licht

erforderlich ist. Das Vorkommen des Palissadengewebes ist stets ein ererbtes Merkmal und das Licht selbst nur ein Reiz, dessen grössere oder geringere

Intensität die Masse des auszubildenden Palissadenparenchyms wohl vergrössern oder verringern kann, selbständig hervorrufen aber kann es dasselbe gewiss nicht; es muss in der Pflanze die Anlage dazu von Anfang an vorhanden sein. (Vgl. Nägeli, mech. Theorie der Abstammungslehre, pag. 44, 45).

Den Beweis für die Existenz der unter 1 genannten Pflanzenabteilung, bei denen ein starker Lichtreiz zur Ausbildung des Palissadengewebes erforderlich sein soll, bringen die beiden Beobachtungen Stahl's an Lactuca scariola und Iris Pseudacorus, und ich halte es nicht für notwendig zu diesen genauen Beobachtungen noch etwas hinzuzufügen. Aufgabe späterer Untersuchungen wird es sein noch andere Pflanzen zu finden, welche die gleiche Eigenschaft haben.

Die Behauptung unter 2 bestätigen die Beobachtungen Haberlandt's an Corylus avellana, Acer pseudoplatanus und Syringa vulgaris, sowie meine eigenen, vorher beschriebenen, an Helianthus annuus, Chelidonium maius, Trop. maius und Magnolia acuminata.

Zum Beweise für die Existenz der Pflanzengruppe unter 3, deren Angehörige Palissadenparenchym auch ohne Lichtreiz ausbilden, stellte ich mehrere Untersuchungen an, von denen ich nur auf die mit Clematis integrifolia und Phlox paniculata näher eingehen und welche ich mit Folgendem beschreiben will.

Trotzdem die jüngsten Blätter von Clematis integrifolia, welche mit den Rändern der Blattlamina noch fest zusammenhängen, so dass die Unterseite nur vom Licht getroffen werden kann, auf der morphologischen Oberseite noch kein Palissadenparenchym zeigen, so findet sich doch späterhin, wenn die Blätter von einander sich

gelöst haben und dem Sonnenlicht kurze Zeit ausgesetzt gewesen sind eine Reihe Palissadenzellen, die, Anfangs kurz, rasch mit dem Wachsthum des Blattes fortschreitend, an Länge zunehmen. Hier scheint es also, als wenn das Licht erst einen Reiz ausüben müsste, um die Ausbildung des Palissadenparenchyms oberseits anzuregen. Ein einfacher Versuch lehrt das Gegenteil.

Ich stülpte über den Spross, an welchem sich ein solches zusammenhängendes, ganz junges Blattpaar befand, einen oben verschlossenen, ungefähr 10 cm weiten und 25—30 cm hohen Cylinder aus Pappe, den ich, um ihn besser gegen den Einfluss der Witterung zu schützen, mit einer Schicht aus Guttapercha überzogen hatte. Seitlich war im Cylinder zum Zweck der Ventilation eine Oeffnung angebracht, welche leicht mit Watte verstopft war. Den Cylinder befestigte ich so, dass er seine Stellung nicht verändern konnte. Nach ungefähr vierzehn Tagen schnitt ich den Spross, ohne den Cylinder abzunehmen, ab und untersuchte nun zuerst die eigentlichen Versuchsblätter, welche natürlich jetzt von einander getrennt waren, dann die drei weiteren Blattpaare, welche sich ausserdem gebildet hatten und fand ebenso, wie in den andern, bei direkter Insolation gewachsenen Blättern, eine Reihe Palissadenparenchym auf der Oberseite des Blattes, in welchem die Chlorophyllkörner Profilstellung einnahmen. Die Palissadenzellen waren dreimal so lang als breit und zeigten keine Spur einer anomalen Gestaltung. Eine Verschiedenheit im Schwammparenchym beider, des Sonnen- wie des Schattenblattes war nicht vorhanden. — Hier kann von einem Lichteinfluss keine Rede sein, denn die Blätter sahen hell-

grün aus und trotzdem nahmen sogar die Chlorophyllkörner in den Palissadenzellen, ohne dem Licht ausgesetz gewesen zu sein, die Profilstellung ein.

Ein gleiches Resultat hatte ein Versuch mit Phlox paniculata. Die ausgewachsenen, wagrecht zum einfallenden Licht orientirten Blätter, zeigen eine Reihe test aneinandergeschlossenes Palissadenparenchym, eine Reihe Trichter- resp. Sammelzellen und vier Lagen Schwammparenchym.

Die jungen Blätter sind senkrecht zum einfallenden Licht orientirt, und liegen am Sprossgipfel so übereinander, dass die älteren die jüngeren decken und die jüngsten also vom Licht absolut nicht getroffen werden können. Bei diesen war ebenfalls wie bei Clematis ausgebildetes Palissadenparenchym noch nicht zu erkennen.

Ich wiederholte nun den oben beschriebenen Versuch, brachte den ganzen Spross unter einen gleichen Pappcylinder und untersuchte nach Verlauf von vierzehn Tagen in gleicher Weise. Das Resultat war das erwartete, denn es fanden sich auf der Oberseite eine Reihe festgeschlossener Palissadenzellen mit Chlorophyllkörnern in Profilstellung, darauf folgten eine Reihe Sammelzellen und auf diese vier Lagen Schwammparenchym. Man sieht, ein Resultat, von dem des vorigen Versuchs nicht verschieden. Dies mag genügen, um auch die Behauptung der Existenz der 3. Pflanzengruppe, bei der Ausbildung von Palissadenparenchym ohne Lichtreiz stattfindet, vollständig zu rechtfertigen.

Ich komme nun zu einem andern Punkt der Stahl'schen Erklärung von der Entstehungsweise des

Palissadenparenchyms. In der Schrift dieses Forschers „Ueber den Einfluss des sonnigen oder schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter“ heisst es: (Sep. Abd. p. 7 u. 9) „Zwischen den beiden Extremen kommen, je nach der Helligkeit der Standorte, alle denkbaren Mittelstufen vor. In Blättern, welche an sehr sonnigen Orten zur Entwicklung gelangt sind und deren Spreite nicht horizontal, sondern schief aufstrebend orientirt sind, finden wir das Palissadengewebe auch auf der Unterseite entwickelt.“

„Die Erscheinung, dass Blätter, welche in horizontaler Lage Palissadenzellen nur auf der Oberseite aufweisen, solche auch auf der Unterseite ausbilden, wenn durch Torsion oder einfach Aufwärtskrümmung der Basis oder des Stieles die wagrechte Lage aufgegeben wird, ist so verbreitet, dass es überflüssig ist, weitere Beispiele aufzuführen.“

Eine Untersuchung dieser „Thatsachen“ schien mir, da ich öfter das Gegentheil gefunden hatte, doch der Mühe werth zu sein, und wirklich wurde ich mit Resultaten belohnt, welche diesen Thatsachen stracks entgegenlaufen, denn trotz sehr energischer Belichtung von Blattunterseiten gelang es mir nicht, auf ihnen auch nur eine Spur von Palissadenparenchym hervorzurufen. Die Versuchsobjecte sind wiederum Clematis integrifolia und Phlox paniculata, ausserdem Hydrolea spinosa.

Bei Clematis integr. hielt ich die Ränder der Blattspreite mit Hollundermarkkügelchen zusammen und stülpte darüber ein weites Probirglas, dessen Boden ich abgesprengt hatte um die Transpiration nicht zu hemmen, resp. die Atmosphäre, in der die Blätter

wuchsen, nicht allzusehr zu verändern. Das Probirglas wurde an einem Stabe befestigt, so dass seine Stellung nicht verändert werden konnte. Das Licht prallte durch zehn sonnenhelle Tage hindurch auf die Unterseite der Clematis-Blätter, erwies sich aber bei näherer Untersuchung als wirkungslos, denn die Blattunterseite war nach Ablauf dieser Zeit von der eines Blattes in horizontaler Lage bezüglich des Palissadenparenchyms immer noch nicht verschieden, und ich gab bei dieser Pflanze die Hoffnung auf eine Aenderung auf.

Bei Phlox paniculata verfuhr ich ebenso. Ein Spross dieser Pflanze, an dem ich die Blätter durch kleine Drahtklammern, an deren Spitzen sich Hollundermarkstreifchen befanden, in einer und derselben Lage, sodass nur die Unterseite dem Licht ausgesetzt war, festhielt, wurde in ein ziemlich weites Probirglas mit abgesprengtem Boden gesteckt und letzteres befestigt. Ich liess diese Blattunterseiten dem Licht vierzehn Tage lang ausgesetzt, aber trotzdem war auch nach dieser Zeit auf diesen belichteten Blattunterseiten keine Spur von Palissadenparenchym zu sehen; nur auf der morphologischen Oberseite fand sich, wie bei andern Blättern horizontaler Lage, auch eine Reihe Palissadenzellen, dann folgte eine Reihe Trichterzellen, dann 4 Lagen von Schwammparenchym. Das einzige, was ebenso wie bei Clematis durch die Insolation der Unterseite hervorgerufen wurde, war eine Verdickung der Zellwände der Epidermis und eine Abnahme der Intercellularräume, sowohl bezüglich ihrer Anzahl als auch ihrer Grösse.

Mit Hydrolea spinosa verfuhr ich anders. Bei

dieser Pflanze brachte ich einzelne Blätter in veränderte Lage und hielt sie durch kleine Drahtklammern und Hollundermarkkügelchen in derselben fest, so dass in dem einen Fall nur die Unterseite des Blattes belichtet war, in dem andern das Blatt senkrecht zum einfallenden Licht stand, so dass Ober- wie Unterseite gleichmässig vom Lichte getroffen wurden. Aber weder in dem einen, noch in dem andern Falle wollte es mir gelingen, Palissadenparenchym auf der Unterseite nachzuweisen, und die Struktur in dieser Lage ausgewachsener Blätter zeigte keinen Unterschied von derjenigen normal orientirter: eine Reihe Palissadenparenchym auf der Oberseite und darunter drei Reihen ziemlich fest aneinanderliegenden Schwammparenchyms.

Es kann nicht meine Absicht sein, die Resultate dieser Untersuchungen als Regel aufstellen zu wollen, der Art, dass ich sage, auf der Blattunterseite überhaupt findet Ausbildung von Palissadenzellen nicht statt. Aber ebensowenig kann die Ansicht, welche sich Stahl aus den Beobachtungen über das Verhalten des Buchenblattes und der Blätter mehrerer anderer Pflanzen gegen Licht und Schatten gebildet hat von so weitgehender, allgemeiner Bedeutung sein, dass durch sie der Satz, welchen genannter Forscher aufgestellt, dass: „Die Palissadenzellen die für starke Lichtintensitäten, die flachen Schwammzellen die für geringe Lichtintensitäten angemessenen Zellformen seien“ gestützt und getragen wird und Giltigkeit für das gesammte Pflanzenreich gewinnt. Wäre dies der Fall, so durfte in den von mir angeführten Fällen das Schwammparenchym auf der Unterseite nicht unverändert bleiben, (zfg. Stahl, „Ueber d. Einfl. d. sonn.

od. schatt. Standorts auf d. Ausb. d. Laubbl.“ Sep. Abd. p. 9), sondern es mussten Palissadenzellen ausgebildet werden.

Diejenigen Blätter, deren natürliche Stellung von Anfang ihres Wachsthums an die zum einfallenden Lichte senkrechte gewesen ist, so dass ihre Ober- wie Unterseiten gleichmässig von demselben getroffen werden, lassen gewöhnlich auf beiden Seiten Palissadenzellen erkennen. So z. B. Genista radiata zeigt auf der Oberseite 3 Reihen Palissadenzellen auf der Unterseite zwei Reihen desgleichen, in der Mitte liegt eine zweilagige Zone von Schwammparenchym. Genista procumbens zeigt genau dasselbe und so noch viele andere Arten dieser Gattung. Aber alle diese Blätter bilden, wie Versuche darthun, Palissadenparenchym auch im tiefen Schatten aus, also ist dem Licht eine schöpferische Wirkung nicht zuzusprechen, und dann, wollte man auch wirklich dies Ergebnis als Regel aufstellen, so würde dieselbe sofort durch andere Beobachtungen zerstört werden. Denn bei Galium Aparine, dessen Blätter ja ebenfalls fast senkrecht zum einfallenden Licht orientirt sind, findet sich das Palissadenparenchym nur auf der Oberseite in drei Schichten vertreten, während auf der Unterseite nur Schwammparenchym und zwar in 4—5 Schichten erkennbar ist.

Meiner Meinung nach müssen auch hier wieder zwei Pflanzengruppen unterschieden werden; eine solche, deren Blätter, mag nun ihre naturgemässe Stellung die horizontale, mag sie senkrecht oder in der Lichtrichtung liegend sein, auch auf der Unterseite die Fähigkeit haben, Palissadenparenchym auszubilden und eine solche, denen diese Fähigkeit abgeht.

Eine lohnende Aufgabe späterer Forschungen wird es sein, die Pflanzen nach dieser Richtung hin zu untersuchen, denn dass gerade diese Merkmale von hervorragender Bedeutung auf die Ausbildung der gesammten Pflanze selbst sind, scheint mir aus allem deutlich hervorzugehen.

Dass die Ausbildung des Palissadenparenchyms, wenn nicht immer, so doch in sehr vielen Fällen, eine ererbte Eigenthümlichkeit ist, dies bestätigten mir verschiedene Beobachtungen an Land- sowie an Wasserpflanzen, welche letztere ich zwar schon einmal besprochen, die ich aber der Vollständigkeit halber doch nochmals hier anführen will:

1. Aponogeton distachyon.

Junges, noch in der Blattscheide steckendes und unter Wasser befindliches Blatt zeigt Palissadenparenchym. Die oberste Zellschicht ist ungefähr dreimal so lang als breit.

2. Potamogeton natans.

Junges, unter Wasser befindliches, noch in der Blatthülle steckendes Blatt liess zwei Reihen Palissadenzellen erkennen. Die Zellen waren doppelt so lang als breit.

3. Alisma natans.

Das Palissadenparenchym in den jüngsten Blättern nahm die Hälfte der Blattdicke ein.

4. Limnocharis Humboldti.

Junges, zusammengerolltes, von der Blattscheide eingehülltes, unter Wasser befindliches Blatt, zeigte zwei Reihen doppelt so langes als breites Palissadenparenchym.

5. Genista procumbens.

Ganz junges, von den älteren Blättern umhülltes

Blatt vom Vegetationspunkt genommen, zeigt auf beiden Seiten Palissadenparenchym. Die Zellen sind anderthalb bis zweimal so lang als breit.

6. Galium Aparine.

Sehr junges, ebenfalls von dem Vegetationspunkt weggenommenes und von den älteren Blättern umhülltes Blatt, zeigt deutlich Palissadenparenchym auf der Oberseite; ungefähr anderthalbmal so lang als breit.

7. Vinca maior.

Sehr junges, vom Scheitel entnommenes Blatt, welches noch von zwei grösseren Blättern eingehüllt war, zeigte ebenfalls schon Palissadenparenchym. Die Zellen waren bereits sehr deutlich differenzirt.

8. Veronica splendens.

Ein in der Knospenlage befindliches Blatt zeigt zwei Schichten deutlich differenzirtes Palissadenparenchym. Die Zellen waren anderthalbmal so hoch als breit.

Der Vollständigkeit halber will ich einige Beobachtungen Haberlandt's, die, wenn sie auch aus andern Gründen gemacht wurden, doch hierher gehören, mit anführen. (Haberlandt: Ueber d. Assimilationssystem. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. IV. Jahrg. Heft 6. p. 220 u. 21).

Dactylis glomerata.

In einem ganz jungen, von den Scheiden der alten Blätter noch vollständig umhüllten Blatte, waren die subepidermalen Palissadenzellen bereits nochmal so hoch als breit.

Poa annua.

Ausgewachsenes Blatt, isolateral, beiderseits kurze Palissadenzellen vorhanden. Dieselben waren in einem

noch ganz in der Knospenlage befindlichen Blatte bereits deutlich differenzirt.

Ornithogalum nutans.

Untersucht wurde ein ausgewachsenes Blatt, dessen über dem Erdboden befindlicher Teil 6,5 cm. lang war. In einer Tiefe von 3 cm. unter der Erdoberfläche waren die Palissaden der Blattunterseite ungefähr anderthalbmal so hoch als breit.

Ornithogalum byzantinum.

Das viertinnerste, von den äusseren Blättern umschlossene Laubblatt besass auf der Unterseite in einer Tiefe von 1,5 cm. unter der Erdoberfläche bereits sehr schön ausgebildete Palissadenzellen; dieselben waren fast dreimal so hoch als breit.

Scilla bifolia.

Blos die Spitze des ältesten Blattes ragte 0,5 cm hoch aus der Erde hervor. In einer Tiefe von ca. 2 cm unter der Erdoberfläche waren die Palissadenzellen der Blat unterseite bereits doppelt so hoch als breit.

Allium ascalonicum.

Junges, noch ganz von den Scheiden umhülltes Blatt; Palissaden in einer Tiefe von 1,5 cm unter der Erdoberfläche mehr als doppelt so hoch als breit.

Allium tataricum.

Junges, noch ganz von den Scheiden umhülltes Blatt; Palissaden in einer Tiefe von 1 cm unter der Erdoberfläche 2,5 mal so hoch als breit.

Narcissus poëticus.

Junges Blatt, 3 cm hoch aus dem Erdreich hervorragend. In einer Tiefe von 3 cm unter der Erd-

oberfläche waren die Palissaden schon nahezu dreimal so hoch als breit.

Aus allen den hier angeführten Beobachtungen ergiebt sich nun, dass die Ausbildung von Palissadenzellen vor sich gegangen ist, ohne dass Licht auch nur den geringsten Einfluss ausgeübt hat. Ich glaube, dass weitaus die meisten Pflanzen im Stande sind, zufolge ihrer hereditären Disposition, Palissadenparenchym ohne jede Lichtwirkung auszubilden.

Es erübrigt nun noch auf einen Punkt einzugehen, welcher allein schon geeignet ist, die Stahl'sche Theorie in ihren Grundvesten zu erschüttern; es ist dies das Verhalten der wintergrünen Blätter gegen Licht und Schatten. Dieselben zeigen nach Stahl's eignen Beobachtungen „selbst in sehr schattiger Lage noch eine relativ starke Ausbildung des Palissadengewebes.“ Die Untersuchungsobjecte Stahl's waren: Vaccinium myrtillus und V. vitis idaea; Ilex aquifolium, Vinca minor und Pirola-Arten. Bei den drei zuletzt angeführten fand Stahl wiederum: „selbst an sehr schattigen Orten noch ein verhältnismässig kräftig entwickeltes Palissadenparenchym.“

Das Gleiche kann ich von Mahonia repens und Veronica splendens berichten, bei deren Schattenblättern das Palissadenparenchym nicht nur verhältnismässig kräftig entwickelt war, sondern sogar so stark, dass das Sonnenblatt und Schattenblatt sich in Bezug darauf absolut nicht unterscheiden liessen. Die Blattdicke der von mir untersuchten Sonnen- und Schattenblätter war die gleiche. Als weiteren Beleg dafür, dass zwischen Sonnen- und Schattenblatt bezüglich ihrer Struktur kein Unterschied herrscht, führe

ich eine Beobachtung Haberlandt's an Buxus sempervirens an, „dessen Schattenblätter sich weder in ihrer Gesammtdicke noch in der Ausbildung ihres Palissadengewebes von den Sonnenblättern unterscheiden lassen.“ Etwas näher will ich auf den Blattbau der beiden genannten Vaccinium-Arten eingehen.

Bei der Heidelbeere haben nach Stahl „die Schattenblätter nicht selten eine dreimal grössere Fläche als die Sonnenblätter, zumal an solchen Standorten, wo sie noch von ausreichenden Lichtmengen getroffen werden. Ist den Pflanzen das Licht zu kärglich zugemessen, wie z. B. in sehr dichten Fichtenbeständen, so werden äusserst winzige Blättchen erzeugt, die aber in Bezug auf innere Struktur mit den grossen Schattenblättern übereinstimmen.“ Zuerst fällt hier ein Gegensatz auf, zwischen den ausgeprägten, kleinen Schattenblättern der Heidelbeere und denen andrer Pflanzen, — ich greife ein „exquisites“ Beispiel heraus — wie Lactuca scariola. An dem in einer zwei Meter tiefen Grube, also im tiefen Schatten gewachsenen Exemplar von Lactuca scariola, zeigten die Blätter keine Spur von Palissadenparenchym, bei der Heidelbeere dagegen, findet man an Blättern, welche ebenfalls im tiefen Schatten sich entwickelt haben, nach Stahl immer noch eine Lage sog. Trichterzellen. Ich habe mich überzeugt, dass diese Trichterzellen zufolge der Stellung ihrer Chlorophyllkörner im Grunde nichts anderes als Palissadenzellen sind und öfters habe ich auch nicht nur eine einzige Lage derartiger Zellen gefunden, sondern an Blättern im tiefsten Schatten zwei und drei, ebenso wie es schon Stahl selbst bei der Preisselbeere, V. vitis idaea, gefunden

hat. Kein festes Gesetz beherrschte die Zahl der auszubildenden Lagen, sondern diese nahm bei den einzelnen Blättern sogar ein und derselben Pflanze ab und zu.

Dann werden die Blätter der Heidel- und Preisselbeere im tiefen Schatten winzig klein, die andrer Pflanzen nehmen an Grösse zu, ein Widerspruch, der durch die Stahl'sche Theorie nicht seine Erklärung findet. Auch habe ich Schattenblätter beider Pflanzen untersucht, die, kleiner als die Sonnenblätter, doch dieselbe Dicke hatten, während sonst die Schattenblätter höchstens die Hälfte der Dicke der Sonnenblätter besitzen sollen; und gerade diese winzig kleinen Schattenblätter zeigen sich, was innere Struktur anlangt, den Sonnenblättern fast ebenso ähnlich als den Schattenblättern, die normale Grösse haben.

Stahl ist sich dieser Achillesferse, dieses wunden Punktes in seiner Theorie, wohl bewusst und sucht sich gegen etwaige Angriffe dadurch zu schützen, dass er sagt, dass: „an die langlebigen Blätter der immergrünen Gewächse noch andere Ansprüche, — grössere Festigkeit, Widerstand gegen Frost — gemacht werden, welche eine so weitgehende Accomodation an die Beleuchtungsverhältnisse, wie bei den im Herbst abfallenden Blättern, nicht gestatten."

Aber wie käme man wohl zu der Annahme, dass Palissadenzellen ein besseres Schutzmittel gegen Frost sein sollen als Schwammzellen? Demnach müssten ja die Sonnenblätter vieler Pflanzen, welche Palissadenzellen besitzen, eine ganze Menge Kälte aushalten können, viel mehr als die Schattenblätter, und man müsste nach dem ersten Frost beide Blattarten mit

Leichtigkeit dadurch unterscheiden können, dass die Sonnenblätter zufolge ihrer vielen Palissadenzellen noch lebenskräftig, die Schattenblätter dagegen tot wären. Aber soviel ich weiss, ist dies nicht der Fall.

Die Annahme Stahl's, — grössere Festigkeit, Widerstand gegen Frost, rufe auch bei den erwähnten Schattenblättern Palissadenzellbildung hervor, — würde übrigens, wie schon Haberlandt anführt, auch in Widerspruch stehen zu einer Beobachtung Pick's, nach welcher ein Sonnenblatt von Hedera Helix zwei deutliche Palissadenzellschichten besitzt, „während in Schattenblättern die betreffenden Lagen aus rundlichen, oder parallel der Blattoberfläche etwas gestreckten Zellen bestehen." —

An dieser Stelle möchte ich eine Beobachtung notiren, welche sich auch auf das Kleinerwerden von Blättern bezieht, wo aber der Vorgang gerade aus den entgegengesetzten Ursachen — starkes Licht, trockner Boden, trockne Atmosphäre — eintrat.

Ich hatte mir in Töpfen vor dem Fenster mehrere Exemplare von Trop. maius gezogen. Die Pflanzen wurden den ganzen Tag über von dem intensivsten Sonnenlicht getroffen, und da ich sie reichlich feucht hielt, entwickelten sie sich gut, bildeten viele grosse Blätter aus und setzten eine Menge kleinerer an. Nun war ich ungefähr eine Woche hindurch verhindert mich um die Pflanzen zu kümmern und war erstaunt, nach Ablauf dieser Zeit sie noch lebend zu finden (selbstverständlich ist, dass die ganze Zeit über trockenes Wetter gewesen war). Aber die Stengel, die vorher dick waren und von Saft strotzten, sahen auf der Oberfläche faltig aus, auf den schon völlig ausgebildet

gewesenen grossen Blättern hatten sich einzelne Härchen gebildet, die kleineren und kleinsten Blätter dagegen waren absolut nicht grösser geworden als vorher und hatten sich auf der morphologischen Oberseite mit einem sehr dichten Haarfilz bedeckt. An Dicke übertrafen sie die gewöhnlichen Sonnenblätter um ein Drittel. – Die eingehenden Untersuchungen der Blätter zeigten mir eine sehr lange und sehr englumige Palissadenschicht. Die einzelnen Zellen dieser Schicht waren ohne jeden Zwischenraum dicht aneinander gefügt. Die Intercellularräume des Schwammparenchyms hatten sich sowohl der Anzahl als auch der Grösse nach vermindert, die Zellen selbst erschienen etwas radial gestreckt. Die Epidermis der Unterseite war dicker als die eines Blattes einer im feuchten Boden gewachsenen Pflanze. Die Cuticula der Oberseite erwies sich als stark verdickt, die Epidermiszellen zeigten sich sehr stark radial gestreckt, auserdem war die Collenchymbildung eine geringe.

Diese Beobachtung stimmt mit derjenigen Kohl's („Transpiration der Pflanzen", 1886, pag. 94) vollständig überein, ebenso wie sich meine Untersuchungen, die ich an Blättern im feuchten Boden aber trockner Atmosphäre gewachsener Pflanzen machte mit denen dieses Forschers völlig decken. Diese Blätter zeigten ebenfalls eine Reihe Palissadenzellen, doch waren hier schon die Zellen hin und wieder weniger dicht an einander gefügt und einzelne Intercellularräume bemerkbar. Auch im Schwammparenchym waren die einzelnen Zellen mehr parallel zur Epidermis ausgebildet und mehr, vor allem aber grössere Intercellularräume vorhanden als im vorher beschriebenen Blatt.

Waren aber hier schon derartige Unterschiede bemerkbar, so mussten sie an den Blättern eines Tropaeolum Exemplars, welches im feuchten Boden und feuchter Atmosphäre gewachsen war noch evidenter auftreten, und ich hatte mich in dieser Annahme nicht getäuscht. Die Lücken zwischen den einzelnen Palissadenzellen waren grösser geworden, ebenso hatten sich die Intercellularräume des Schwammparenchyms erweitert und vermehrt. Im Uebrigen war die Cuticula dünn, die Epidermiszellen tangential gestreckt, Collenchymbildung nicht bemerkbar.

Mehr bedarf es eigentlich nicht, um den grossen Einfluss der Transpiration auf das Gewebe der Blätter zu kennzeichnen, aber ich will noch mehr Beweise bringen.

Ich untersuchte Blätter von Pflanzen, die im Aquarium des botanischen Gartens zu Marburg in einer sehr feuchten Atmosphäre gewachsen waren, wo sie nicht viel transpiriren konnten und bei einem Licht, welches nur wenig durch die schwach gekalkten Glasplatten des Aquariumdaches abgeschwächt war, und auch diese Untersuchungen bestätigten diesen Einfluss. So fand ich bei Dioscorea alata, dünne Cuticula, tangential gestreckte Epidermiszellen, eine Lage Palissadenparenchym, etwas mehr als ein Viertel der Blattdicke einnehmend und vier Reihen lockeres Schwammparenchym. Die Palissadenzellreihe zeigte kein sehr festes Gefüge. Ebenso fand ich bei Hydrolea spinosa, auch im Aquarium gewachsen, nur eine einzige Reihe Palissadenparenchym und drei, auch manchmal vier Reihen Schwammparenchym. Wiederum war auch hier die Cuticula dünn, die Epidermiszellen tangential ge-

streckt, das Gefüge des Palissadengewebes durch Lücken unterbrochen. Als ich dasselbe Hydrolea Exemplar in trockne Atmosphäre brachte und die unter dieser Bedingung gewachsenen Blätter untersuchte, fand ich die Cuticula dicker, die Epidermiszellen radial gestreckt; das Palissadengewebe lag fester aneinander und erwies sich länger als vorher, etwas mehr als ein Drittel der Blattdicke lang. Die Schwammparenchymzellen lagen ebenfalls ziemlich fest aneinander.

Auch bei diesen beiden Pflanzen war der Einfluss der Transpiration unverkennbar und um die Grösse dieses Einflusses klar zu legen kann ich nichts besseres thun, als dasjenige, was Kohl in seiner „Transpiration der Pflanzen“ (p. 98) sagt, hier wörtlich anzuführen. Es heisst dort: „Es ist nicht schwer einzusehen, weshalb gerade die Transpirationsbedingungen so mächtig auf die Gestaltung der Pflanzen einwirken müssen, ist doch die Transpiration der Process, welcher die Turgescenz jeder Zelle, jedes Gewebes beherrscht, die Turgescenz aber wieder die Erscheinung, die das Membranwachsthum aller Zellen regulirt! Kann eine Pflanze wenig transpiriren und doch genügend Wasser durch die Wurzeln oder andere Organe aufnehmen, wie die Pflanzen feuchter Standorte, was ist natürlicher, als dass sie ihren Zellen mehr Wasser zu als aus diesen ableitet, die Wasserbilanz ist eine günstige; das steigert die Turgescenz, diese das Flächenwachstum der Zellmembranen, die Zellen bleiben dünnwandig, sind abgerundet, lassen grosse Intercellularräume zwischen sich oder schwellen so an, dass sie, sozusagen in der Epidermis keinen Platz mehr haben, es entsteht tangentiale Abplattung der Oberflächenzellen. Eine stark

transpirirende Landpflanze dagegen giebt viel Wasser ab, der Zellturgor wird selten oder nie so gross wie bei jener Pflanze, die Zellwände werden weniger gedehnt, sie wachsen mehr in die Dicke und können sich in radialer Richtung am meisten ausdehnen", u. s. f. —

Wie Areschoug auf Grund seiner vergleichenden Untersuchungen der Blattstruktur bei verschiedenen und unter ungleichartigen äusseren Verhältnissen lebenden Pflanzen bin auch ich zu der Ueberzeugung gekommen, dass das Schwammparenchym das eigentliche transpiratorische Gewebe ist, welches eine stärkere Ausbildung bei Pflanzen feuchter Standorte sowohl, besonders aber bei solchen feuchter Klimate erfährt. So z. B. findet man bei Wasserpflanzen oder solchen, die im feuchten Boden wachsen, das Schwammparenchym immer stark ausgeprägt und die einzelnen Zellen desselben straff ausschend, mag nun das Palissadenparenchym mehr oder weniger entwickelt sein; denn die Pflanze ist gezwungen, viel Wasser, welches die Wurzeln aufnehmen, nach aussen hin abzuleiten, resp. wenn die äusseren Bedingungen, Trockenheit der Luft etc., die eine starke Transpiration hervorrufen, nicht vorhanden sind, aufzuspeichern.

Aber wenn Areschoug sagt, sobald eine lebhafte Transpiration, durch lokale oder klimatische Verhältnisse herbeigeführt, den Pflanzen nachteilig wirken könne, so legten diese Palissadenparenchym an und moderirten die Transpiration dadurch, so muss diese Auslegung und Erklärung für das Auftreten von Palissadenparenchym als nicht richtig bezeichnet werden. Nicht wo wenig transpirirt werden soll findet man

Palissadenzellen sehr ausgeprägt, sondern immer dort, wo stark assimilirt und zu gleicher Zeit auch viel transpirirt wird. Je grösser die Anforderungen sind, die an ein Blatt bezügl. der Assimilation und Transpiration gestellt werden, um so grösser wird auch die Menge des ausgebildeten Palissadenparenchyms sein. Nicht weil das Blatt irgend einer Pflanze, welches vom intensivsten Sonnenlicht getroffen wird, sich vor allzugrosser Transpiration schützen will, — nicht des Zwecks halber — legt es Palissadenparenchym an, sondern weil eben dies Licht eine starke Assimilation und Transpiration herbeiführt. Dazu kommt noch, dass die Palissadenzellen die geeignetsten sind, in welchen sowohl möglichst viel Chlorophyllkörner placirt werden und in denen sie der eindringenden CO_2 die grösste Oberfläche bieten können, als auch diejenigen, durch welche, vermöge ihrer Form und der Anordnung ihrer Körner eine Ableitung der gebildeten Assimilate am schnellsten erfolgt.

Strebte die Pflanze einen Schutz gegen allzustarke Transpiration an, so wäre doch wohl das nächstliegende, dass sie eben das transpiratorische Gewebe, das Schwammparenchym verminderte; dies tritt aber fast nirgends ein. In Sonnen- wie in Schattenblättern, — will sagen, in solchen, die viel und in solchen, die wenig transpiriren und assimiliren, — ist die Anzahl der Lagen dieses Gewebes völlig gleich, wie aus meinen oben beschriebenen Versuchen und Beobachtungen hervorgeht, und nur höchst selten lässt sich eine Ausnahme beobachten. Hingegen tritt bezügl. der Palissadenzellen eine Aenderung dergestalt ein, dass in solchen Blättern, die viel assimiliren müssen, zuerst eine Längs-

streckung der Palissaden erfolgt und späterhin eine Querteilung derselben, und dadurch natürlich eine Vermehrung der Lagen. Dass aber nicht allein die Assimilation bei der Bildung der Pallisadenzellen beteiligt ist, sondern dass auch der Transpiration ein gut Teil Wirkung beigelegt werden muss, hat schon Kohl („Transpiration der Pflanzen", 1886.) gezeigt, der bei starker Transpiration stets eine radiale Streckung der Gewebepartien beobachten konnte, und meine Versuche können diese Beobachtungen nur bestätigen.

Denn wie ich bei schwacher Transpiration aber doch starker Belichtung (v. I. Teil, Vers. unter II.) meist eine tangentiale Streckung und Lacunenbildung bemerkte, so findet man, sobald man starke Transpiration herbeiführt, das Bestreben der Zellen, sich mehr radial zu strecken und lückenlos aneinander zu legen.

Schon im Verlauf der vorliegenden Arbeit bemerkte ich, dass ich zu der Ansicht gekommen bin: „Die meisten Pflanzen, resp. die Blätter derselben, sind von Anfang an dazu disponirt, Palissadenparenchym ohne jeden äusseren Einfluss auszubilden." —

Diesen Satz beweist das Vorhandensein wenigstens einer Lage als Palissadenparenchym anzusprechendes Gewebe in Blättern, die im tiefsten Schatten gewachsen sind. Die Verlängerung der Palissadenzellen, die Vermehrung ihrer Lagen wird herbeigeführt, durch das Zusammenwirken der Assimilation und Transpiration, und zwar so, dass, je inniger die beiden Factoren zusammenwirken, die Zellen um so länger, der Lagen um so mehr werden. Das nur schwache Vorhandensein der Transpiration kann, trotz starker Assimilation, eine Deformation der Palissadenzellen in gewissem

Sinne bewirken, derart, dass Lacunenbildung und Lockerung des Gewebes eintritt; der Einfluss der Transpiration ist also ein sehr grosser, und man sieht, wie berechtigt Kohl („Transpiration der Pflanzen", 1886.) war, zu sagen: „Schon Feuchtigkeitsänderungen der die wachsenden Organe umgebenden Atmosphäre vermögen Bildung von Palissadenzellen einerseits, von an Intercellularräumen reichen, rundlichen oder mehr oder weniger tangentialen gestreckten Zellen andrerseits hervorzurufen." —

Schwerer ist es den Einfluss der Assimilation für sich allein zu kennzeichnen, denn sobald diese fehlt, fehlen auch die Lebensbedingungen der Pflanze. Krankheitserscheinungen treten ein, und die Aenderungen, die sich bemerkbar machen, müssen meist auf pathologische Ursachen zurückgeführt werden.

So viel ist mir aber klar geworden und geht aus allen meinen Versuchen hervor, dass das Licht niemals im Stande ist, Palissadenparenchym selbständig hervorzurufen, denn zufolge hereditärer Disposition ist die Anlage dazu fast in jeder Pflanze schon vorhanden. Wohl aber kann es dadurch, dass es den Process der Assimilation einleitet, einen Reiz ausüben, der, in Verbindung mit den Wirkungen der Transpiration, die Länge der Palissadenzellen und die Anzahl ihrer Lagen beeinflussen kann. —

Am Schlusse meiner Arbeit ist es mir noch ein Bedürfniss, Herrn Hofrath Prof. Dr. HILDEBRANDT in Freiburg und Herrn Privatdocenten Dr. KOHL in Marburg meinen aufrichtigsten Dank für ihre Freundlichkeit, die sie mir bewiesen haben, auszusprechen.

Letzterem Herrn bin ich um so mehr zu grossem Danke verpflichtet, da er mir im Verlaufe dieser Untersuchung seine guten Rathschläge stets hat zu Theil werden lassen und sein Interesse am Fortgang der Arbeit ständig bewies

Oscar Eberdt.